Bonn. zool. Beitr.
32 (1981), Heft 1–2

Gewichtsänderungen weiblicher Kohlmeisen *(Parus major)* während der Brutzeit und ihre Deutung

von

GOETZ RHEINWALD

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Über die Gewichtsveränderungen von Vögeln im Verlauf des Jahres sind zahlreiche Untersuchungen angestellt worden. In allen wird festgestellt, daß während der Brutzeit sehr hohe Gewichte auftreten, die oft die Maximalgewichte der Weibchen im Jahresverlauf überhaupt sind.

Gegen Ende der Brutzeit werden sehr niedrige Gewichte registriert. Diese Minima werden so gedeutet, daß der weibliche Vogel vom Brutgeschäft so sehr erschöpft ist, daß er alle Fettreserven aufgezehrt hat, die er zu Beginn der Fortpflanzungszeit angelegt hatte.

Anhand eigener Untersuchungen möchte ich in der vorliegenden Arbeit die Gewichtsänderungen der Kohlmeise darstellen; ferner will ich zeigen, welchen Anteil die Reduktion der Fettreserven und des Legeapparates an den Gewichtsänderungen hat. Schließlich soll mit Hilfe von Literaturangaben versucht werden, die Ursachen für diese Änderungen zu analysieren. Dabei soll auch geklärt werden, ob die Gewichtsminima am Ende der Nestlingszeit als Erschöpfungszustand gedeutet werden können.

Material und Methode

1968 bis 1970 habe ich im Auenwald bei Lahr/Baden (s. a. Rheinwald 1975) brutbiologische Untersuchungen durchgeführt. Das Versuchsgebiet (160 m über NN) ist ein vielgestaltiger Laubwald mit reichem Unterwuchs auf sehr nahrhaftem Untergrund und hohem Grundwasserspiegel. Die Versuchsfläche war 10 ha groß; auf ihr hingen 200 Kunsthöhlen. Von diesen waren 1968 ca. 120, 1969 und 1970 ca. 90 mit Höhlenbrütern besetzt. 1968 hingen isoliert von der eigentlichen Fläche 4 weitere Kästen; 1969 wurde die Zahl dieser isolierten Kästen auf 10 erhöht. Die isolierten Kästen waren stets vollzählig besetzt. 1968 begannen 43, 1969 und 1970 53 Kohlmeisenpaare im Gebiet zu brüten.

1970 wurde bei Weisweil, 20 km südlich des Gebietes bei Lahr, in einem Eichenwald auf kiesigem Untergrund eine möglichst gleiche Versuchsanordnung eingerichtet: auf 10 ha hingen 200 Kunsthöhlen, dazu kamen 10 isolierte Kästen; dort brüteten 28 Paare Kohlmeisen.

1968 fing ich die Weibchen im Kasten. Das führte aber dazu, daß 4 von 8 ♀ nach dem 1. (bzw. 2.) Fang ihre Brut aufgaben. Die verbliebenen 4 ♀ habe ich dann aber viele Male gefangen und gewogen, so daß bei ihnen die individuellen Gewichtsänderungen dargestellt werden können.

Aufgrund der Erfahrungen des Vorjahres habe ich 1969 und 1970 mit Japannetzen vor den Bruthöhlen gefangen. In aller Regel fing ich die Tiere zweimal: zum einen etwa am Schlüpftag der Jungen, zum anderen um den 14. Lebenstag der Jungen. So wurden 1969 und 1970 in Lahr 35 bzw. 43 und 1970 in Weiseil 28 Weibchen gefangen und gewogen.

Diese Zahlen betreffen aber nur Tiere, bei denen die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Brut eindeutig war. Auf diese Weise kann für jedes Weibchen angegeben werden, in welchem Stadium des Brutzyklus es sich am Tag des Fanges befand.

Die Tiere wurden auf einer Feinwaage mit elektrischer Skalenbeleuchtung (Sartorius) auf 0,1 g genau gewogen.

Zur Klärung der Frage, wie die verschiedenen Körperkomponenten an den Gewichtsänderungen beteiligt sind, mußten einige Kohlmeisen-Weibchen getötet werden. Das geschah 1976 im Rahmen meiner Untersuchungen am Ölberg (Siebengebirge) bei Bonn. Mit Genehmigung der Höheren Naturschutzbehörde fing ich 7 Weibchen in verschiedenen Stadien des Brutzyklus; außer dem Gesamtgewicht wurde bei ihnen das Gewicht des Ovars und des Ovidukts und der Fettgehalt bestimmt.[1]) Die Organe wurden auf einer Feinwaage (Sartorius) auf 0,01 g genau gewogen, die Fettmenge durch Extraktion bestimmt. Die Fettbestimmung besorgte Herr Dr. Conrad, Recklinghausen, wofür ich ihm an dieser Stelle danken möchte.

Bei der Darstellung der Ergebnisse in Graphiken wurde der Schlüpftag als Tag 0 bezeichnet. Der Bebrütungsbeginn liegt demnach bei −14.

Ergebnisse

Gewichtsveränderungen einzelner Weibchen

In Abb. 1 sind die 4 Weibchen dargestellt, die 1968 6–15mal gewogen wurden. Das Weibchen 1 (oberste Kurve) zeigt von der ersten (–10) bis zur letz-

[1]) Von diesen Tieren wurden auch Untersuchungen über die Kontamination mit Pestiziden angestellt (Conrad & Rheinwald 1981).

ten Wiegung (14) eine kontinuierliche Abnahme. Es verliert in 24 Tagen 3,7 g Gewicht. Die anderen 3 nahmen offenbar bis zum Schlüpftag (0) gleichmäßig ab, zeigten dann einen leichten Anstieg und verloren erst im weiteren Verlauf der Fütterungsphase kontinuierlich an Gewicht.



Abb. 1: Gewichtsänderungen von 4 Kohlmeisen-Weibchen während der Brutzeit; Lahr 1968. — Weight changes of 4 female Great Tits during breeding in Lahr, 1968.

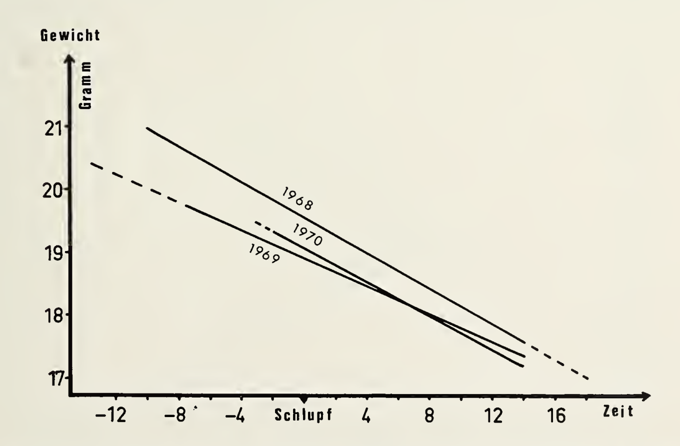


Abb. 2: Gewichtsänderungen weiblicher Kohlmeisen während der Brutzeit in drei Jahren in Lahr; die gestrichelten Teile der Regressionsgeraden deuten an, daß hier nur wenige Daten zugrunde liegen. — Weight changes of female Great Tits during breeding in three years in Lahr; the interrupted parts of regression lines indicate that only few data were available for this part.

Gewichtsänderungen in verschiedenen Jahren

In Abb. 2 sind für das Versuchsgebiet bei Lahr für die 3 Untersuchungsjahre die Gewichtsveränderungen der Weibchen in Form von Regressionsgeraden angegeben. Die Gerade liegt für 1968 deutlich oberhalb der beiden anderen; das hat seine Ursache sicher darin, daß in den einzelnen Jahren unterschiedlich viel Tiere gewogen wurden. Die Gesamtzahl der Wiegungen und damit die Güte des Trends ist dagegen in den 3 Jahren ähnlich (Tabelle); die durchschnittliche tägliche Gewichtsabnahme ist nahezu gleich.

	Individuen	Zahl der Wiegungen	durchschn. Gewicht am Schlüpftag	tägl. Gewichtabnahme
1968	4	46	19,57	0,14
1969	35	66	18,57	0,11
1970	43	77	18,41	0,13

Gewichtsänderungen der Weibchen in Lahr und Weisweil

In Abb. 3 sind die Regressionsgeraden der Gewichtsänderung der weiblichen Kohlmeisen im Jahr 1970 für die beiden Gebiete einander gegenübergestellt. Sie sind in Steigung und Lage nahezu identisch. In Lahr wurden 43 Tiere zusammen 77mal, in Weisweil 28 zusammen 57mal gewogen.

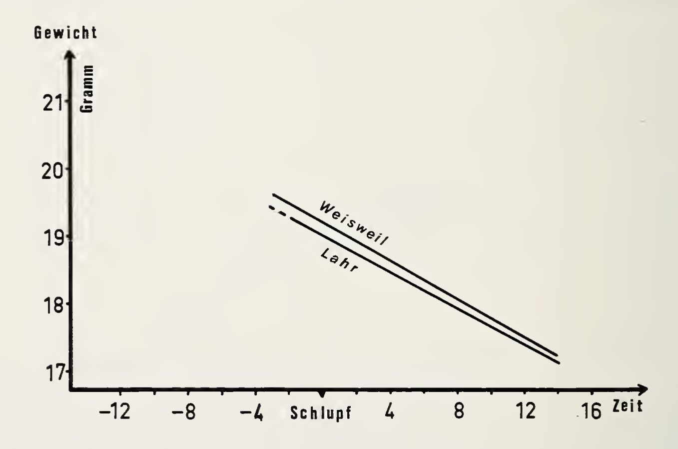


Abb. 3: Gewichtsänderungen weiblicher Kohlmeisen während der Brutzeit 1970 in Lahr und Weisweil (s. a. Abb. 2). — Weight changes of female Great Tits during breeding in Lahr and Weisweil in 1970 (s. a. fig. 2).

Gewichtsänderungen der Weibchen insgesamt

Die gute Übereinstimmung der Gewichtsänderungen während der Brut sowohl in verschiedenen Jahren als auch in verschiedenen Gebieten zeigt, daß dieser Prozeß offenbar kaum von Außenfaktoren beeinflußt wird. Dies gibt mir die Möglichkeit, alle gesammelten Daten zusammenzufassen (Abb. 4).

Wie man sieht, ist der Verlauf der Gewichtsänderung im Bereich „4 Tage vor bis 1 Tag nach dem Schlupf" recht gut durch Daten belegt. Viele Daten liegen ferner vom 13. Nestlingstag vor. Würde man den Wert am 5. Tag vor dem Schlupf weglassen, dann könnte man aus der Graphik ein Minimum des Gewichts 7 bis 4 Tage vor dem Schlupf herauslesen, dem ein allmählicher Anstieg bis zum Tag vor dem Schlüpfen folgt. Die Variabilität ist aber insgesamt so groß, daß es nicht gerechtfertigt erscheint, einen unpassenden Wert wegzulassen. Nach den vorliegenden Daten muß man m. E. den Schluß ziehen, daß das Gewicht während der Bebrütung und der Nestlingszeit weitgehend linear vermindert wird (s. aber Diskussion).

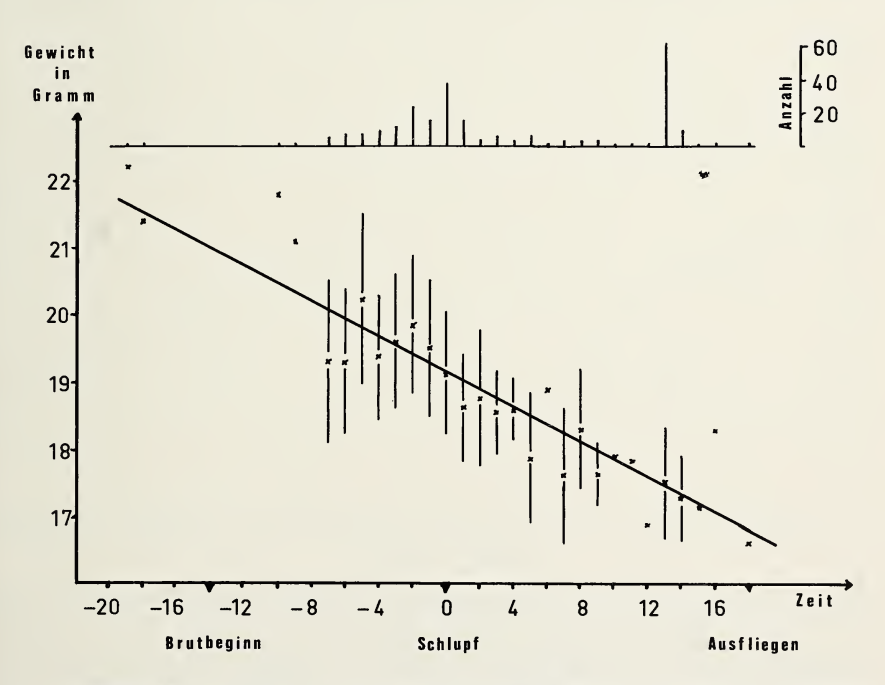


Abb. 4: Gewichtsänderungen weiblicher Kohlmeisen während der Brutzeit; Gesamtmaterial. — Weight changes of female Great Tits during breeding; all data combined.

Gewichtsänderungen bei Weibchen mit einer Zweitbrut

Die bisher mitgeteilten Ergebnisse beruhten ausschließlich auf Gewichten, die während der Erstbrut ermittelt wurden. Da ich keine Wiegungen vor der Ablage des 1. Eies machte, kann ich nichts über die Gewichtsänderungen in der Anfangsphase des Brutzyklus sagen. Etliche der Weibchen machten aber eine zweite Brut; einige davon verschachtelten die Zweitbrut mit der Erstbrut (s. Rheinwald 1971) derart, daß sie bei der Wiegung am 14. Lebenstag der Nestlinge bereits wieder einen Gewichtsanstieg zeigten.

Die erzielten Daten reichen nicht aus, um die Gewichtsänderungen während des gesamten Verlaufs vom Ende der Erstbrut bis zum Ende der Zweitbrut exakt zu beschreiben. Nimmt man aber an, daß die Reduktion des Gewichts im Verlauf der Zweitbrut mit gleicher täglicher Gewichtsabnahme verläuft wie bei der Erstbrut, dann läßt sich den erzielten Daten eine Kurve anpassen, wie es Abb. 5 zeigt. Diese Anpassungskurve macht wahrscheinlich, daß die Vorbereitungen zum Legen, soweit sie sich im Gewicht ausdrücken, sehr schnell ablaufen. Offenbar beginnt die Gewichtszunahme überhaupt erst 4–5 Tage vor dem Legebeginn. Innerhalb dieser kurzen Zeitspanne nehmen die Weibchen um etwa 2 g zu.

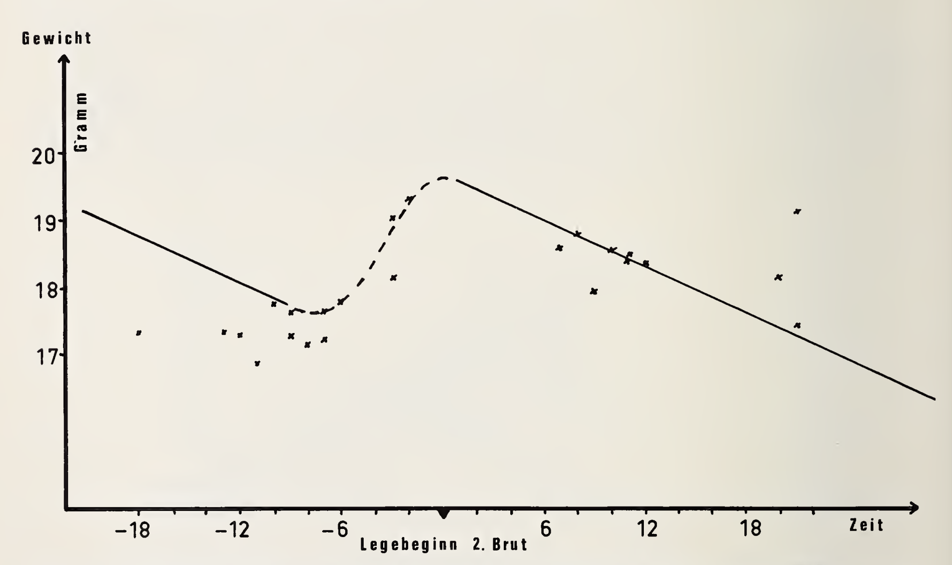


Abb. 5: Wahrscheinliche Gewichtsänderungen weiblicher Kohlmeisen während der 2. Brut nach erfolgreicher Erstbrut; die Steigung der Regressionsgeraden durch alle Gewichte der Erstbruten wurde zur Konstruktion der Regressionsgeraden durch die wenigen Gewichte der Zweitbruten verwendet. — Probable weight changes of female Great Tits in the second brood after a successful first one; the slope of the regression line for all weights of the first broods was used for the construction of the regression line for the few values of second brood weights.

Wieweit diese Verhältnisse auf die Erstbrut übertragen werden können, ist ungewiß. Einerseits liegt das Durchschnittsgewicht der Weibchen zu Beginn der Erstbrut offenbar wesentlich höher, nämlich 21 bis 22 g (Abb. 4), während es hier nur 19 bis 20 g beträgt. Andererseits ist sicher das Nahrungsangebot während der Vorbereitung zur Zweitbrut (Ende Mai/Anfang Juni) wesentlich größer als zur Erstbrut (April).

Gewichtsänderungen des Ovidukts und des Ovars

In Abb. 6 sind die Gewichtsänderungen des Legeapparates der 7 untersuchten Weibchen dargestellt. Dabei wurden Eier im Ovidukt nicht mitgewogen. Das Ovar erreicht demnach sein Maximalgewicht am Tag des Legebeginns und nimmt dann während der Eiablage kontinuierlich ab. Das stimmt völlig mit den Angaben von Stieve (1918) überein.

Auch der Ovidukt hat am Tag vor der Eiablage noch nicht sein Maximalgewicht erreicht. Nach den wenigen verfügbaren Daten hat es den Anschein, daß auch der Ovidukt während der Legephase sein Gewicht etwas vermindert, mit dem Eintritt in die Bebrütung dann aber sehr rasch reduziert wird.

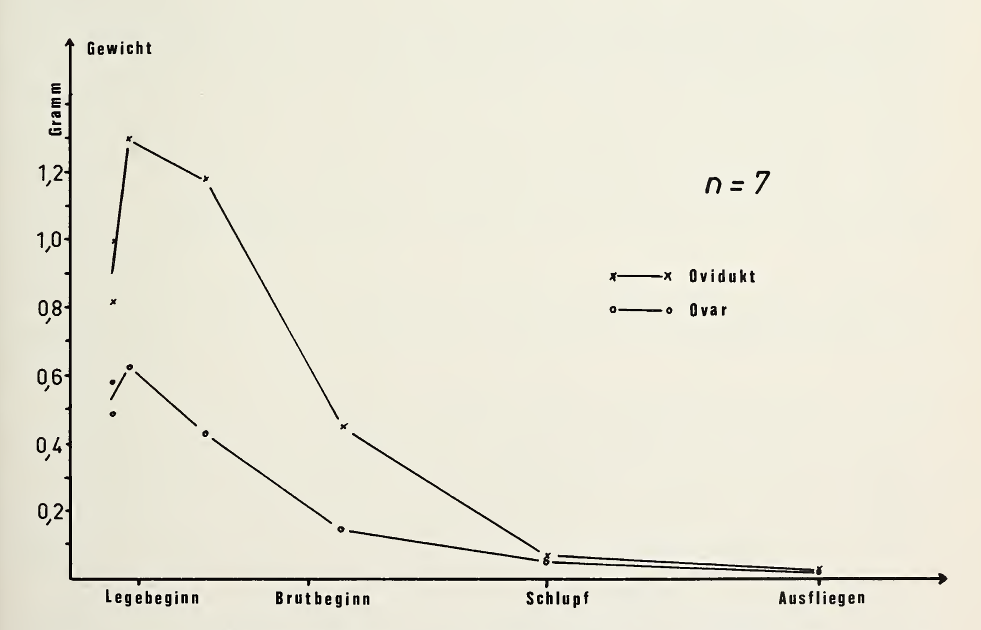


Abb. 6: Gewichtsänderungen des Ovidukt und Ovar der Kohlmeise während der Brutzeit. — Weight changes of oviduct and ovary of Great Tits during breeding.

Zum Zeitpunkt des Schlüpfens der Jungen sind sowohl Ovar wie Ovidukt weitgehend reduziert, so daß man annehmen darf, daß im Fall eines Brutverlustes zu diesem Zeitpunkt nahezu die volle Vorbereitungszeit von 4–5 Tagen für ein Nachlegen benötigt wird.

Veränderungen des Fettgehalts

In Abb. 7 ist der prozentuale Anteil des extrahierbaren Fetts vom Gesamtgewicht dargestellt. Bei der geringen Zahl untersuchter Individuen ist schwer zu beurteilen, ob die geringfügigen Änderungen während der Eiablage bis in den Anfang der Bebrütung realen Änderungen entsprechen. Man könnte meinen, daß zu Beginn der Eiablage der Fettanteil kurzfristig sinkt, um dann bis zum Anfang der Bebrütung wieder anzusteigen. Wahrscheinlich ist aber die Deutung richtiger, daß der Fettanteil während der Legephase und zu Beginn der Bebrütung nahezu konstant bleibt. Danach scheint er aber bis zum Ende der Nestlingszeit kontinuierlich zu sinken.

Veränderungen des relativen Anteils des Legeapparates

In Abb. 7 ist auch der prozentuale Anteil des Legeapparates (Ovar + Ovidukt) im Gesamtgewicht dargestellt. Man erkennt, daß vom 1. Ei an der Anteil des Legeapparates am Gesamtgewicht der Weibchen kontinuierlich abnimmt und am Tag des Schlüpfens einen Wert von 0,5 % erreicht, um sich bis zum Ausfliegen der Jungen nicht mehr wesentlich zu ändern.

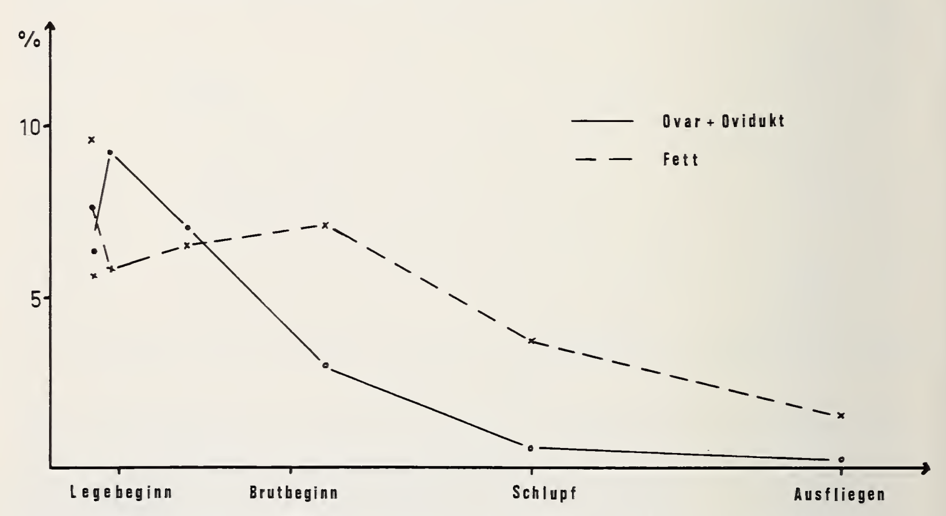


Abb. 7: Änderungen des Anteils von Ovar + Oviduct und Fett vom Gesamtgewicht der Kohlmeise während der Brutzeit. — Changes of the percentage of ovary + oviduct and fat from total body weight of Great Tits during breeding.

Diskussion

In der Literatur finden sich nur recht wenige Angaben über detaillierte Untersuchungen der Gewichtsänderungen weiblicher Vögel während der Brutzeit und der Beteiligung einzelner Körperkomponenten an diesen Änderungen. In etlichen Arbeiten wird überhaupt nur über die physiologischen Prozesse während der Brutzyklus spekuliert. Die mir bekannt gewordenen Arbeiten ergeben kein ganz einheitliches Bild; insbesondere bei den Non-Passeres verläuft offenbar die Gewichtsentwicklung anders als bei den Passeres.

Der Gelbaugenpinguin *(Megadyptes antipodes)* wurde von Richdale (1947) untersucht: ♀ und ♂ sind vor der Legezeit am schwersten, unmittelbar vor der Eiablage aber am leichtesten. Falls beide Tiere brüten, nehmen beide zu; sonst nur das brütende ♀.

Tauben (Columbiformes, mehrere Arten): Riddle & Braucher (1934) und Brisbin (1969) fanden übereinstimmend, daß sich das Gewicht während der Ovogenese und des Legens nicht verändert. Gegen Ende der Bebrütung steigt das Gewicht an; die Zunahme beruht auf einer vermehrten Wassereinlagerung. Bis zum Ausfliegen der Jungen nimmt das Gewicht wieder linear ab. Eine Analyse einzelner Körperkomponenten zeigt, daß während der Ovogenese der Fettindex steigt.

Fasan *(Phasianus colchicus)*: Nagra & Buss (1959) geben wöchentliche Gewichtsmittel von Februar bis Mai ohne direkten Bezug zum Brutzyklus. Dargestellt wird Körper- und Ovargewicht; beide zeigen einen Anstieg bis zum Legebeginn. Unter der Wirkung der vermehrten Östrogenausschüttung wurde neben dem Wachstum der Reproduktionsorgane auch eine Vergrößerung von Schilddrüse, Nebenniere, Leber, Pankreas, Magen, Darm, Niere und Milz registriert. Der erhöhte Hormonspiegel führt offenbar zur Hyperphagie.

Hausgimpel *(Erythrina mexicana)*: Partin (1933) zeigt, daß ♀ im April 10 %, im Mai 1 %, im Juni 5 % schwerer sind als ♂ ; diese sind das übrige Jahr etwas schwerer als die ♀.

Gimpel *(Pyrrhula pyrrhula)*: Newton (1966) gibt Sommermittel an: 24 Weibchen, gewogen von Mai bis Juli, wogen im Mittel 2 g mehr als 101 ♂ im gleichen Zeitraum. Bei einem Paar nahm das ♂ zwischen 6. Bebrütungstag und 19. Nestlingstag um 1,6 g, das Weibchen um 3,3 g, bei einem anderen Paar zwischen Legen und 14. Nestlingstag das ♂ um 1,5 g, das ♀ um 3,8 g ab.

Dachsammer *(Zonotrichia leucophrys)*: Morton, Horstmann & Carey (1973) geben Mittel von 5-Tage-Abschnitten (Pentaden) von Mai bis September ohne direkten Bezug zum Brutzyklus an. Innerhalb von 15 Tagen neh-

men die ♀ um 12 % zu; der Gipfel wird später — möglicherweise am Ende der Bebrütungszeit — mit ca. 15 % Zunahme erreicht. Danach sehr rasche Abnahme (innerhalb einer Pentade um 10 % des Ausgangsgewichts); von da an allmähliche, etwa lineare Gewichtsreduktion bis Ende der Brutzeit auf etwa 94 % des Wertes zu Beginn der Brutzeit. Die ♂ nehmen von Anfang bis etwa Mitte der Brutzeit annähernd linear ab, wobei sie ca. 7 % des Anfangsgewichts verlieren. Der Fettindex ist bei den ♂ nahezu konstant, während die ♀ zu Beginn der Brutzeit ein schwaches Maximum und am Ende ein ausgeprägtes Minimum im Fettindex aufweisen.

Singammer *(Passarella melodia)*: nach Nice (1937) zeigen 5 Tage vor dem Legebeginn die ♀ noch keine Gewichtszunahme; 3–4 Tage vor dem 1. Ei (n = 5) eine Zunahme um 8 %. 1–2 Tage vor dem Legebeginn und während des Legens (n = 16) beträgt die Zunahme relativ zum Gewicht während der Nestbauzeit 15 %. Nach dem letzten Ei nehmen die ♀ deutlich ab, um am Ende der Bebrütungszeit etwas zuzunehmen (n = 9); während der Nestlingszeit hatten die ♀ (n = 11) noch 92 % des Gewichts zu Beginn der Brutzeit.

Rohrammer *(Emberiza schoeniclus)*: Haukioja (1969) fand, daß während des Nestbaus die ♀ ca. 18 g wiegen; 4-5 Tage vor dem 1. Ei nehmen sie zu und wiegen zum Legebeginn etwa 17 % mehr. Während des Legens deutliche Abnahme um etwa 1,5 g; eine Zunahme während der Bebrütung ist nicht zu erkennen. Im Laufe der Nestlingszeit nimmt das Gewicht deutlich ab und erreicht am Ende etwa 97 % des Gewichts während des Nestbaues. Die ♂ lassen keine eindeutigen Veränderungen erkennen.

Haussperling *(Passer domesticus)*: Pinowska (1976) hat große Anzahlen in verschiedenen Stadien des Brutzyklus auf Gesamtgewicht, Fettgehalt im Muskel, Trockensubstanz und Wassergehalt untersucht. Das Gesamtgewicht nimmt vor dem Legebeginn innerhalb von 3 Tagen von 30,7 (≙ 110 %) auf 34 g (≙ 122 %) zu; vom 1. Ei bis Ende der Nestlingszeit nimmt es nahezu linear (mit einem leichten Minimum am Anfang der Bebrütung) auf 27,8 g (≙ 100 %) ab. Die Angaben über Änderungen des Fett- und Wassergehalts sowie des Trockengewichts sind wenig eindeutig.

Trauerschnäpper *(Ficedula hypoleuca)*: v. Haartman (1954) und Winkel & Winkel (1976) kommen zu fast identischen Ergebnissen. Zu Beginn des Legens (nur Daten von v. Haartman) erreicht das ♀ das Gewichtsmaximum, das um durchschnittlich 36 % über dem Gewicht am Ende der Nestlingszeit liegt. Während des Legens erfolgt eine Gewichtsabnahme um ca. 2 g (≙ 16 % des Gewichts am Ende der Nestlingszeit). v. Haartman und Winkel & Winkel finden während der Bebrütung keine Gewichtsabnahme, eher eine leichte Zunahme gegen Ende der Bebrütung. Beide Untersuchungen finden eine drastische Abnahme am Schlupftag, dem eine starke, nahezu lineare Gewichtsabnahme bis zum Ende der Nestlingszeit folgt.

Sumpfrohrsänger *(Acrocephalus palustris)*: Dowsett-Lemaire & Colette (1980) zeigen, daß die ♀ 5 Tage (in 2 Fällen sogar 4 Tage) vor dem 1. Ei noch das Gewicht der Nestbauzeit haben. Innerhalb von 4 Tagen steigt das Gewicht von 13 g auf 17 g (≙ ca. 130 %); während der Eiablage sinkt es wieder auf 14 g (≙ 115 %), um bis zum Ausfliegen auf ca. 11,7 g (≙ 90 %) zu fallen. Die sichtbaren Fettdepots an der Furkula sind am Ende der Bebrütung gut entwickelt und werden während der Nestlingszeit rasch verbraucht.

Kohlmeise: Kluyver (1952) gibt Monatsmittel der Gewichte an. Sie zeigen, daß die ♀ im April um 2 g zunehmen, im Mai um 0,8 g und im Juni um 1 g abnehmen. Im Juli sind sie geringfügig leichter als im März.

Mit Hilfe der Ergebnisse anderer Autoren und der eigenen Untersuchungen möchte ich versuchen, den allgemeinen Ablauf der Gewichtsentwicklung weiblicher Vögel und der Beteiligung der einzelnen Körperkomponenten an diesen Gewichtsänderungen zu skizzieren. Zur Verdeutlichung wurde nach den vorliegenden Daten ein Schema konstruiert (Abb. 8). Die Gewichtsänderungen der Männchen sollen nur soweit dargestellt werden, wie sie m.E. die Veränderungen bei den Weibchen näher erhellen. Ich beschränke mich bei der Darstellung im wesentlichen auf Singvögel

Das Ovar hat bereits vor der Nestbauphase eine geringe Vergrößerung erfahren (Stieve 1918); eine gewisse Menge Depotfett ist zu dieser Zeit offenbar vorhanden. 3–5 Tage, im allgemeinen 4 Tage vor Ablage des 1. Eies steigt das Gewicht exponentiell. Dieser Gewichtsanstieg rührt zum Teil von einem verstärkten Wachstum von Ovar (einschließlich Oocyten) und Ovidukt her. Nach Schifferli (1979) wird im Skelett zu dieser Zeit eine Kalziumreserve angelegt. Möglicherweise wird in dieser Phase zusätzliches Depotfett angelegt (Morton, Horstmann & Carey 1973; Pinowska 1976); zum überwiegenden Teil scheint es sich aber um eine vermehrte Wassereinlagerung zu handeln, was mit dem erhöhten Proteinstoffwechsel im Zusammenhang stehen dürfte (Pinowska 1976: 61). Die Gewichtsvermehrung vor dem Legebeginn beträgt bei den untersuchten Körnerfressern ziemlich einheitlich 12–17 %, bei den Insektenfressern 20–30 %.

Am Ende der Nestlingszeit wiegen Kohlmeisen-♀ durchschnittlich 17,5 g (Abb. 4). Legt man dieses Gewicht als Ruhegewicht zugrunde, dann hätten sie zum Legebeginn um 4,5 g, entsprechend 25 % zugenommen. Nach meinen wenigen Messungen wiegt das Ovar zu diesem Zeitpunkt 0,6 g und der Ovidukt 1,3 g. Der Fettgehalt beträgt ca. 7 %, das sind 5 % mehr als zu Ende der Brutzeit, entsprechend 1,1 g Fett. Zusammen ergeben Ovar, Ovidukt und Depotfett beim Legebeginn 3 g. Die übrigen 1,5 g könnten — ähnlich wie beim Fasan (Nagra & Buss 1959) — von einer Vergrößerung der Organe des Verdauungstraktes herrühren. Deshalb wurde unter der Bezeichnung „Depots" in Abb. 8 ein weiterer Kurvenzug eingezeichnet. Diese Kurve ist die Differenz aus den Kurvenzügen von Ovar, Ovidukt, Fett und Ruhege-

wicht einerseits und Gesamtgewicht andererseits, so wie diese Kurven nach dem derzeitigen Wissensstand am wahrscheinlichsten aussehen dürften.

Die Gewichtsabnahme während des Legens rührt zunächst von einer Verminderung des Ovar-Gewichts her. Nach den Untersuchungen von Stieve (1918) ist am Tag des 1. Follikelsprunges die Gesamtmenge an Dotter im Ovar am größten und nimmt von Tag zu Tag mit jedem abgesonderten Dotter ab. Nachdem der letzte Follikel geplatzt ist, wird das Ovar schnell kleiner, weil alle kleinen Follikel degenerieren. Die Regression des Ovars in Abb. 6 stimmt mit diesen Befunden überein. Offenbar wird auch der Ovidukt noch während des Legens leichter. Eine weitere Gewichtsminderung des Gesamtgewichts des Weibchens kommt sicherlich dadurch zustande, daß Körpersubstanzen abgegeben werden, die nicht innerhalb von 24 Stunden wieder ersetzt werden können. Hierbei denke ich weniger an Fett, denn nach den vorhandenen Angaben ändert sich der Fettgehalt kaum merklich; vielmehr werden Kalzium und andere Mineralstoffe verbraucht (Schifferli 1979). Die Kurve der „Depots" fällt — übereinstimmend damit — gegen Ende des Legens ebenfalls sehr deutlich.

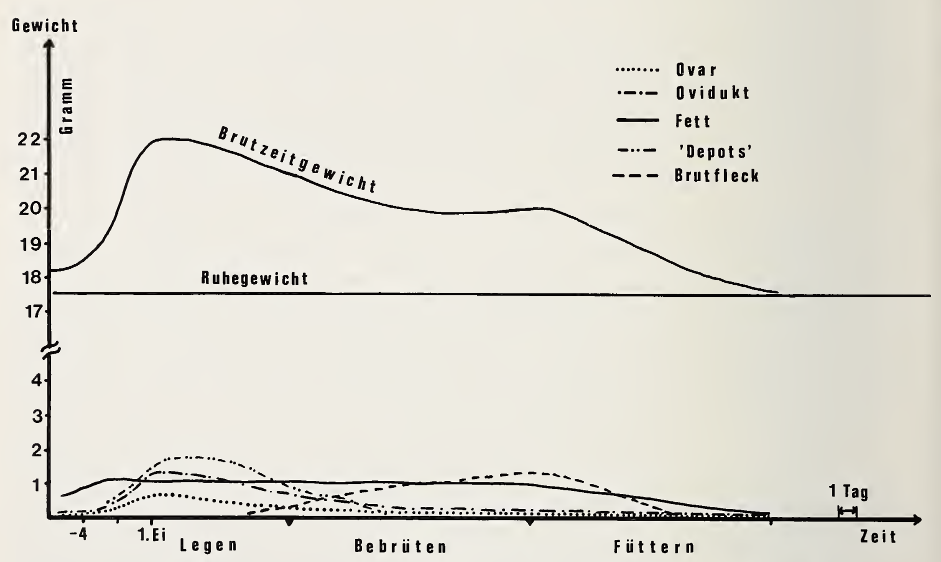


Abb. 8: Gewichtsänderungen einzelner Körperkomponenten während der Brutzeit bei weiblichen Kohlmeisen, wie sie nach dem derzeitigen Wissensstand am wahrscheinlichsten sind; die Kurvenzüge für „Depots" und Brutfleck ergaben sich als Differenz aus dem Totalgewicht und Ruhegewicht + Ovar + Oviduct + Fett. — Weight changes of different body compounds during breeding in female Great Tits, as they most probably are, according to the latest standing of knowledge; the lines for "depots" and brood patch are the resulting difference between total weight and the sum of basis weight + ovary + oviduct + fat.

Während der Bebrütung nimmt das Körpergewicht insgesamt nicht ab; mehrere Angaben sprechen dafür, daß es gegen Ende der Bebrütungszeit zunimmt. Offenbar finden zwei Prozesse gleichzeitig statt. Zum einen vermindert sich das Gewicht von Ovar und Ovidukt drastisch; beide Organe sind zu Ende der Bebrütung nahezu im Bereich des Ruhegewichts angelangt. Zum anderen wird nach Ablage des letzten Eies der Brutfleck aufgebaut. Nach Stieve (1918) findet man bei der Sektion „eine merkwürdige, ödematöse Schwellung aller Organe, besonders aber der Bauchhaut, die oft bis 1 cm dick ist" (bei der Dohle). „Dieser Wasserreichtum der Organe nimmt bis zum Ausschlüpfen der Jungen und dann noch 3–4 Tage lang stetig zu . . .". Von der Entwicklung des Brutflecks, einem Organ, dem man in letzter Zeit wohl zu wenig Beachtung geschenkt hat, rührt offenbar der Gewichtsanstieg am Ende der Brutzeit her. Da zu diesem Zeitpunkt Ovar und Ovidukt asymptotisch ihrem Ruhegewicht zustreben, wirkt sich die Zunahme des Brutflecks als Gewichtserhöhung aus (Abb. 8). Bei Singvögeln haben brütende ♂ keinen Brutfleck. Das würde erklären, warum die ♂ am Ende der Bebrütungszeit keinen Gewichtsanstieg zeigen. Nur Dowcett-Lemaire & Colette (1980) konnten beim Sumpfrohrsänger eine Vergrößerung des Fettdeports wahrscheinlich machen. Alle anderen Untersuchungen und auch meine eigenen Ergebnisse lassen keine Vermehrung des Fettes erkennen.

Während der Nestlingszeit findet beim Weibchen ein stetiger Gewichtsverlust statt, der sich vielleicht auch über das Ausfliegen der Jungen hinaus fortsetzt. Diese Gewichtsreduktion hat drei Ursachen. Zum einen verlieren Ovar und Ovidukt immer noch an Gewicht; dies ist allerdings so wenig, daß es am Gesamtgewicht kaum bemerkbar sein dürfte. Zum anderen wird der Brutfleck abgebaut. Zum dritten verschwinden jetzt durch erhöhte Bewegungsleistungen die Fettpolster.

In verschiedenen wissenschaftlichen Arbeiten (so Nice 1937, Newton 1966), besonders aber in populärer Literatur wird hervorgehoben, daß das Brutgeschäft, insbesondere das Füttern, für die Vögel eine außerordentliche Belastung darstelle, ja das Überleben der Eltern gefährde. Insbesondere sollen davon die ♀ betroffen sein. Nach allen bisher vorliegenden Untersuchungen kann eine solche Deutung nicht bestätigt werden.

Das Legen bedingt keine Veränderungen im Fettgehalt der Weibchen; wahrscheinlich werden aber Mineralstoffe verbraucht, die nicht kurzfristig ersetzbar sind. Das Bebrüten der Eier verlangt bei normaler Nestisolation so wenig Energie (Bibach 1979, Mertens 1980), daß sich an den Fettpolstern keine Änderungen zeigen. Das Füttern ist mit sehr verstärkter Bewegungsaktivität verbunden; das führt zum Abbau des Depotfettes, sollte aber m. E. nicht als „Abmagern" im Sinne von „Überanstrengungen" verstanden werden. Für ein Fettdepot gegen Ende der Fütterungszeit bestünde m. E. auch

kein einleuchtender Grund, denn ein Depot ist nur dann sinnvoll, wenn es zum Überwinden eines Engpasses genutzt werden kann. Dem entspricht auch die Angabe von Pinowska (1976), daß nichtbrütende ♀ während des ganzen Sommers weniger Fett enthalten als brütende.

Nach meiner Auffassung ist Brüten ein Prozeß, der so in die physiologischen Möglichkeiten und ökologischen Gegebenheiten eingepaßt ist, daß die ♀ keiner übermäßigen Anstrengung ausgesetzt sind. L. Schifferli (mdl.) und J. Weiner (mdl.), die sich ebenfalls mit dieser Frage beschäftigen, stimmen in dieser Beurteilung völlig mit mir überein. Wäre Brüten eine übermäßige Anstrengung, dann müßten die ♀ eine höhere Mortalitätsrate aufweisen als die ♂, wofür es m.W. keine eindeutigen Belege gibt.

Ganz anders könnte es bei anomalem Brutablauf aussehen. Als ungewöhnliche Belastungen könnten etwa auftreten: extreme Wetterlagen, mehrfache Zerstörung der Brut, außergewöhnliche Brutgrößen (was auch unter natürlichen Bedingungen durch das Zulegen eines zweiten ♀ geschehen kann), oder übermäßiger Parasitenbefall (etwa durch Vogelblutfliegen *[Protocalliphora]* oder Flöhe). Insbesondere ein mehrmaliges Nachlegen dürfte die ♀ erheblich belasten, da die Mineralstoffe nicht schnell genug ergänzt werden können; einen übermäßigen Verbrauch des Depotfettes würde ich auch hier nicht erwarten. Dagegen führen extreme Wetterbedingungen (Kälte und Dauerregen) sicherlich zu einem sehr raschen Verbrauch des Depotfettes und gefährden schließlich auch das Leben der Elterntiere: so z. B. bei Mehlschwalben (Rheinwald 1970).

Über weite Strecken basiert diese Deutung auf Vermutungen, und viele Fragen bleiben offen, weil die Zahl der auf Ovar, Ovidukt und Fettgehalt untersuchten Tiere viel zu klein war. Insbesondere müßte auch die Entwicklung des Brutflecks und der übrigen Organe („Depots") sowie die Zusammensetzung der Asche eingehend untersucht werden. Das aber sollte nicht an Kohlmeisen getan werden. Vielmehr würden sich Arten wie Haussperling *(Passer domesticus)*, Star, *(Sturnus vulgaris)* oder Silbermöwe *(Larus argentatus)* anbieten, die im Zusammenhang mit Bestandsregulierungen ohne Schwierigkeiten zu beschaffen wären.

Zusammenfassung

In verschiedenenen Stadien des Brutzyklus — insbesondere zum Zeitpunkt des Schlüpfens und im Nestlingsalter von 13 Tagen — wurden Kohlmeisen-Weibchen gewogen. Die Gewichtsänderungen während der Brutzeit stimmen in den verschiedenen Jahren und im gleichen Jahr in zwei verschiedenen Gebieten weitgehend überein. Das Gewicht nimmt nahezu linear um etwa 0,13 g je Tag ab.

Bei 7 Weibchen wurden zu verschiedenen Zeitpunkten während der Brutzeit das Körpergewicht, die Gewichte von Ovar, Ovidukt und Gesamtfett bestimmt. Ovar und Ovidukt haben am Tag des 1. Eies das höchste Gewicht; das Ovar verliert während

des Legens deutlich, der Ovidukt wahrscheinlich etwas an Gewicht. Der Fettgehalt bleibt weitgehend konstant. Beim Versuch einer Gewichtsbilanz aus Ovar + Ovidukt + Fett + Ruhegewicht und Gesamtgewicht wird wahrscheinlich, daß weitere Körperkomponenten (hier kurz „Depots" genannt) vor dem Legen aufgebaut und während des Legens weitgehend verbraucht werden.

Die bei anderen Untersuchungen festgestellte Gewichtskonstanz oder sogar Zunahme während der Bebrütung, die bei den Kohlmeisengewichten nicht eindeutig bestätigt werden kann, rührt wahrscheinlich vom Aufbau des Brutflecks her. Während der Bebrütung nehmen Ovar und Ovidukt bis fast zum Ruhegewicht ab; der Fettgehalt bleibt nahezu konstant.

Während der Nestlingszeit wird der Brutfleck wieder abgebaut; durch hohe Bewegungsaktivität verschwindet das Depotfett. Das Körpergewicht der Weibchen sinkt dadurch auf Minimalwerte.

Die wesentlich geringeren Gewichtsänderungen der Männchen, bei denen weder Ovar und Ovidukt noch ein Brutfleck auf- und abgebaut werden, stehen mit diesen Deutungen in Einklang.

Summary

Weight changes of female Great Tits *(Parus major)* during breeding and their interpretation

In different stages of the breeding cycle — especially during hatching and at a nestling-age of 13 days — female Great Tits were weighed. The weight changes during breeding time, in one area in 3 different years, and in two areas in one year largely agree with each other. Weight decreases almost linearly with a slope of about 0,13 g per day.

From 7 females at different points during breeding time, weight of body, ovary, oviduct and total fat was determined. With the start of laying, ovary and oviduct have maximum weight; during laying the weight of ovary decreases markedly, and probably that of the oviduct also. Fat index ist nearly constant. Trying an estimation of all compounds, i.e. on one hand ovary + oviduct + fat + basis weight, and on the other hand the total weight, it is likely that other parts of the body (here called „depots") increase before laying and during laying decrease again.

In other investigations weight stability or even increase during incubation was found. In the case of Great Tits this could not be confirmed. This possible increase may be due to the build-up of the brood patch. During incubation ovary and oviduct decrease nearly to the inactive state; the fat index remains nearly constant.

During feeding the brood patch is reduced; the fat depots disappear due to high activity. Consequently the body weight of the females decreases to minimum values.

The significantly smaller changes of weight in males agree with these interpretations, since they do neither build up an ovary and oviduct nor a brood patch.

Literatur

Bibach, H. (1979): Energetik des Brütens beim Star *(Sturnus vulgaris)*. — J. Orn. 120: 121–138.

Brisbin, I. L. jr. (1969): Bioenergetics of the breeding cycle of the Ring Dove. — Auk 86: 54–74.

Conrad, B., & G. Rheinwald (1981): Biozid-Belastungen bei weiblichen Kohlmeisen *(Parus major)* während der Brutzeit. — J. Orn. 122: 93–94.

Dowsett-Lemaire, F., & P. Colette (1980): Weight variations of adult Marsh Warblers *(Acrocephalus palustris)* during the breeding cycle. — Vogelwarte 30: 209–214.

Haartman, L. von (1954): Der Trauerfliegenschnäpper. III. Die Nahrungsbiologie. — Acta Zool. Fenn. 83: 1–96.

Haukioja, E. (1969): Weights of Reed Buntings *(Emberiza schoeniclus)* during Summer. — Orn. Fenn. 46: 13–21.

Kluyver, H. N. (1952): Notes on body weight and time of breeding in the Great Tit, *Parus m. major* L. — Ardea 40: 123–141.

Mertens, J. A. L. (1977): The energy requirements for incubation in Great Tits, *Parus major* L. — Ardea 65: 184–196.

Morton, M. L., J. L. Horstmann & C. Carey (1973): Body weights and lipids of summering Mountain White-crowned Sparrows in California. — Auk 90: 83–93.

Nagra, C. L., & I. O. Buss (1959): Change in body weight associated with onset of ovarian recrudescence and oviposition in pheasants. — Condor 61: 348–350.

Newton, I. (1966): Fluctuations in the weights of bullfinches. — Brit. Birds 59: 89–100.

Nice, M. M. (1937): Studies in the life history of the Song Sparrow. I. — Trans. Linn. Soc., New York 4: 1–247.

Partin, J. L. (1933): A year's study of House Finch weights. — Condor 35: 60–63.

Pinowska, B. (1976): The effect of body composition of female House Sparrows, *Passer domesticus* (L.), on the clutch size and the number of broods (preliminary report). — Int. Ass. Ecol. — Working Group on Granivorous Birds 9: 55–71.

Rheinwald, G. (1970): Die Einwirkung der Witterungskatastrophe Anfang Juni 1969 auf die Mehlschwalben *(Delichon urbica)* verschiedener Altersklassen in Riet. — Vogelwelt 91: 150–153.

— (1971): Schachtelbruten der Kohlmeise *(Parus major)*. — Vogelwelt 92: 231–232.

— (1975): Gewichtsentwicklung einiger nestjunger Höhlenbrüter. — J. Orn. 116: 55–64.

Richdale, L. E. (1947): Seasonal fluctuations in weights of penguins and petrels. — Wils. Bull. 59: 160–171.

Riddle, O., & P. F. Braucher (1934): Studies on the physiology of reproduction in birds. XXXIII. — Am. J. Physiol 57: 343–347.

Schifferli, L. (1979): Das Skelettgewicht des Haussperlings *Passer domesticus* während der Eiablage und bei Jungvögeln nach dem Ausfliegen. — Orn. Beob. 76: 289–292.

Stieve, H. (1918): Die Entwicklung des Eierstockes der Dohle *(Colaeus monedula)*. — Arch. mikrosk. Anatomie 92, II: 137–288.

Winkel, W., & D. Winkel (1976): Über die brutzeitliche Gewichtsentwicklung beim Trauerschnäpper *(Ficedula hypoleuca)*. — J. Orn. 117: 419–437.

Anschrift des Verfassers: Dr. Goetz Rheinwald, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn 1.